Die Hauptmerkmale der neuen Art sind kurz folgende:

Sie ist der Gestalt nach der *Th. pectinata* Ortm. ähnlich. Wie diese besitzt sie ein abgerundetes Rostrum (Fig. 3) und oben unbedornte Abdominalsegmente; der Cephalothorax trägt seitlich keine Zähnchen (Fig. 1). Von allen übrigen Thysanopodiden unterscheidet sich die neue Species durch ein aufrechtstehendes Hörnchen auf dem Rostrum (Fig. 2*h*), weswegen ich ihr den Namen *Thysanopoda cornuta* beilege.

Das vorliegende Exemplar, ein Männchen, trägt am letzten Schaftgliede der inneren Antennen einen prächtigen Büschel von Spürhaaren (Fig. 2*sp*). Die Antennenschuppe ist außen glatt. Die Augen sind klein; ihr Stiel trägt einen kleinen Zapfen (Fig. 2*z*).

Die Pleuralplatten der Abdominalsegmente (Fig. 1*pl*) tragen lappige Anhänge. Das 5. und 6. Segment sind etwa gleichlang.

8. Phylogenetisches über Insekten.

Von Anton Handlirsch in Wien.

(Mit 4 Figuren.)

eingeg. 14. Februar 1905.

Durch meine in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie (1903) veröffentlichte Studie über die Phylogenie der Insekten wurde eine neue Diskussion dieses Themas eröffnet — der einzig richtige Weg zur Klärung der Anschauungen.

Diese Diskussion hat bereits zu einer glänzenden Bestätigung meiner Ansicht über die Abstammung der Termiten durch Herrn J. Desneux[1] geführt, indem nunmehr zweifellos festgestellt erscheint, daß die Homonomie der Termitenflügel eine sekundäre ist, und daß diese hochentwickelten Formen somit nicht im Sinne Enderleins als Vorläufer der Orthopteren betrachtet werden können, daß die Termiten ferner mit Embiden nichts zu tun haben (entgegen der Ansicht Börners, Verhoeffs, Klapaleks u. a.), ebensowenig als mit der Psocidenreihe.

In jüngster Zeit sind nun neuerlich zwei Publikationen erschienen, deren Autoren gegen meine Einteilung der Insekten Stellung nehmen, was mich veranlaßt, noch einmal auf das Thema einzugehen, um einige Mißverständnisse zu beheben.

Die eine dieser Arbeiten stammt von Prof. Klapalek[2] und wendet sich in erster Linie gegen meine Einteilung der Pterygogenen in neun aus Paläodictyopteren hervorgegangene Entwicklungsreihen. Nach-

[1] Ann. Soc. Ent. Belg. XLVIII. Bd. 1904. S. 278.
[2] Zool. Anz. XXVIII. Bd. 1904. S. 255.

dem der Verfasser nur zwei solche Reihen anerkennen will, ist die Differenz zwischen unsern Anschauungen eine sehr große und nicht, wie Klapalek meint, nur eine geringe.

Um jeden Irrtum auszuschließen, will ich vor allem hervorheben, daß es mir nie eingefallen ist, die Insekten (i. e. die Pterygogenen) als solche polyphyletisch abzuleiten, denn ich führe alle Hauptstämme auf eine einzige Gruppe, auf die Paläodictyopteren, zurück und stellte mir eben vor, daß aus dieser Stammgruppe durch divergente Entwicklung eine Anzahl verschiedener Entwicklungsreihen hervorgegangen ist. Belege für diese Ansicht liefert mir die Paläontologie in reichem Maße, indem sich bereits im Palaeozoicum neben den sehr ursprünglich organisierten Paläodictyopteren eine ganze Reihe höher spezialisierter Formen feststellen läßt, in denen schon die verschiedenen divergenten Entwicklungsrichtungen zu erkennen sind. Solche Formen sind die Protodonaten, Protephemeriden, Protohemipteren, Megasecopteren (vermutlicher Ausgangspunkt für die Panorpatenreihe), die Hadentomoiden (*m*) (vermutlicher Ausgangspunkt für die Embiden), die Protorthopteren, Protoblattoiden usw. Alle diese — sagen wir — Zwischengruppen kann ich nur direkt von Paläodictyopteren ableiten, nicht aber voneinander, womit nicht gesagt sein soll, daß sie alle gleich stark voneinander verschieden sind. Sie in 2 Hauptgruppen zu verteilen, ist mir aber bisher nicht gelungen, und das wäre doch eine Grundbedingung für einen dichotomischen Stammbaum, wie er Klapalek vorschwebt.

Eine zweite Bedingung für einen dichotomischen Stammbaum wäre dann, daß die heute lebenden Insektenformen in morphologischer Beziehung sich wirklich in zwei vollkommen scharf getrennte Hauptgruppen zerlegen lassen müßten, und diese Bedingung hält Klapalek für erfüllt, indem er die Insekten nach zwei Merkmalen, das ist nach der relativen Größe des Prothorax und nach dem Vorhandensein oder Fehlen der »Gonopoden« in 2 Hauptgruppen scheiden zu können glaubt. Nach meiner Überzeugung ist nun weder das eine noch das andre Merkmal durchgreifend, und ich glaubte wohl, daß die in meiner ersten Entgegnung[3] angeführten Argumente genügen würden, um auch Klapalek zu überzeugen. Dies scheint mir wohl nicht ganz gelungen zu sein, und ich will darum hier noch einige Momente der nüchternen Erwägung anheimstellen.

Wenn Klapalek nunmehr das Hauptgewicht auf die Größe des Prothorax im Vergleiche zu Meso- und Metathorax gelegt wissen will, und wenn er verlangt, man möge immer solche Formen seiner 2 Entwicklungsreihen vergleichen, die etwa auf gleicher Höhe der Entwick-

[3] Zool. Anz. XXVIII. Bd. 1904. S. 733.

lung stehen, so stimmt die Sache noch immer nicht, denn bei den gewiß sehr hochstehenden Strepsipteren ist der Prothorax viel viel kleiner als bei so manchen nicht minder hochstehenden parasitischen Hymenopteren, während doch nach Klapalek das Gegenteil der Fall sein müßte. Bei den hemimetabolen Phasmiden ist das Verhältnis der Thoraxsegmente kaum anders als bei Odonaten, und man müßte entschieden auch die Phasmiden zu den Heterothoraken stellen. Auch hätten die nach Klapaleks Ansicht tiefstehenden Psociden gewiß mehr Recht auf einen Platz unter den Heterothoraken als die Ephemeriden. Dasselbe Resultat gibt ein Vergleich vieler Neuropteren (z. B. *Chrysopa*) mit etwa gleich hochstehenden Formen der Panorpatenreihe usw. Jeder Unbefangene wird zugeben, daß ein Merkmal, welches in so vielen Fällen nicht stimmt, unmöglich geeignet sein kann, als Basis für eine Trennung der Insekten in 2 Hauptgruppen, die einen höheren Rang als Ordnungen beanspruchen, zu dienen.

Nicht besser als mit diesem Merkmale, steht es auch mit dem andern, mit den Gonopoden, auf welche Klapalek übrigens, wie es scheint, jetzt selbst schon weniger Wert legt. Er führt die »Styli« auf Coxalanhänge, die Gonopoden aber auf das modifizierte Basalglied der Extremitäten des 9. Segments zurück. Zu diesem Schlusse kommt er wieder durch die Untersuchung der Apterygogenea und überträgt die dort herrschenden Verhältnisse einfach auf die Pterygogenea, weil er eben die ersteren als Vorläufer der letzteren betrachtet. Er vertritt somit wieder einen Standpunkt, der schon zu so vielen Irrtümern Anlaß gab, und nimmt für bewiesen an, was nie mehr als eine Hypothese war. Die Styli der Apterygogenen mögen mit den Coxalgriffeln der Apterygogenen identisch sein — dagegen habe ich gar nichts einzuwenden —, aber höchst gewagt erscheint es mir, deshalb auch gleich die Styli der Pterygogenen auf solche Coxalgriffel zurückzuführen, die meines Wissens bei rezenten Pterygogenen noch nicht nachgewiesen wurden. Auch bei keinem einzigen fossilen Insekt, selbst bei den ältesten nicht, wurden bis jetzt Coxalgriffel aufgefunden. Klapalek erbringt übrigens keinerlei Beweis für diese Anschauung, so daß ich bei meiner Ansicht über die Homologie der Pterygoten-»Styli« und -»Gonopoden« bleiben muß. Wer mir nicht glauben will, der sehe sich doch die betreffenden Anhänge bei der Mehrzahl der Hemipteren an und vergleiche sie mit jenen der Hymenopteren, Phryganiden oder Panorpiden, oder er vergleiche die mehrgliedrigen »Gonopoden« der Ephemeriden mit den gleichfalls mehrgliedrigen »Styli« mancher Locustiden!

Ich kann mich also bezüglich der Verwendung der Gonopoden zu einer Spaltung des Insektenstammes in 2 Hauptgruppen ebensowenig den Ansichten Klapaleks anschließen, wie bezüglich des Prothorax.

Was Klapalek über den Wert der Metamorphose sagt, stimmt vollkommen mit meinen Ansichten überein, kann also nicht gegen mich gerichtet sein.

Daß die Forficuliden in bezug auf den Bau der Genitalien und des Thorax sehr ursprüngliche Verhältnisse zeigen, ist nicht ganz richtig, denn Asymmetrien deuten bei Insekten immer auf eine höhere Entwicklung, und der »primäre« Thorax ist hier ebensowenig »primär« wie bei Aphiden, Cocciden und andern ungeflügelten Insekten. Man kann das schon aus dem Umstande entnehmen, daß er bei den geflügelten Forficuliden viel komplizierter gebaut ist als bei den flügellosen. Es erscheint mir daher gerade dieses Beispiel schlecht gewählt, um zu beweisen, daß »gewisse Charaktere für die Beurteilung der phylogenetischen Verwandtschaft wichtiger sind als andre«.

Was nun den Vorwurf anbelangt, mein System bringe das Fortschreiten der Entwicklung von den niedersten Formen zu den höchsten nicht zum Ausdrucke, so geht daraus hervor, daß Klapalek meine Ausführungen mißverständlich auffaßt, und daß System und Stammbaum von ihm verwechselt werden. Die gegenwärtig lebenden Formen lassen sich unmöglich in eine einzige aufsteigende Entwicklungsreihe bringen und auch nicht in deren zwei, weil sie eben nur die Endäste des Baumes vorstellen. Daß ich z. B. die Perliden und Ephemeriden nach den Orthopteren anführe, hat gar keine tiefere Bedeutung, weil ich diese 3 Gruppen für ganz verschiedene Entwicklungsreihen halte, und ich werde gar nichts einwenden, wenn jemand die Reihenfolge meiner Hauptgruppen umändert. Linear sind die Formen in der Natur nicht angeordnet, und linear können sie demnach auch nie auf dem Papier in vollkommen logischer Weise angeordnet werden. Ich muß daher hier nochmals ausdrücklich betonen, daß es sich mir nur darum handelte, zusammenzustellen, was in eine Verwandtschaftsgruppe oder Reihe gehört.

Wenn wir meine Hauptreihen nacheinander anführen: Orthopteroidea, Blattaeformica (+ Hymenopt. + Coleopt.), Embioidea, Perloidea, Libelluloidea, Ephemeroidea, Neuropteroidea, Panorpoidea, Hemipteroidea, die ich einzeln, sei es direkt, sei es durch Vermittlung der obengenannten ausgestorbenen Zwischengruppen von Paläodictyopteren ableite, so zeigt sich, daß ich jene Formen, welche sich am wenigsten von den Paläodictyopteren entfernt, welche sich also in ziemlich gerader Richtung entwickelt haben, möglichst in die Mitte der Reihe gestellt habe, die mehr divergenten dagegen an die beiden Seiten. Das halte ich für natürlicher, als wenn man nach Klapaleks Vorschlag zwischen Perliden und Ephemeriden, alle Orthopteroiden, Hemipteroiden und Neuropteroiden einschiebt.

Naturgemäß läßt sich ein richtiger Stammbaum nur mit Berücksichtigung des paläontologischen Materials entwerfen, niemals auf Grund der recenten Formen allein, wie es meistens versucht wird, und wie es auch Klapalek gemacht hat. Bei der Abzweigung der einzelnen Äste muß man ausschließlich auf das Alter derselben und keineswegs auf den Grad der Differenzierung Rücksicht nehmen, weil diese 2 Faktoren oft in gerade entgegengesetztem Verhältnis zueinander stehen.

Von diesem Gesichtspunkte aus halte ich es für einen Fehler, die Hymenopteren tiefer unten abzweigen zu lassen als die Dipteren und Trichopteren, weil erstere gewiß viel jünger sind. Desgleichen halte ich es für unrichtig, den Ursprung der Corrodentien tiefer hinunter zu verlegen als jenen der Hemipteren oder die Dermapteren und Orthopteren auf gleiche Stufe zu stellen. Für noch viel weniger logisch halte ich es aber, die Siphonapteren tiefer zu stellen als die Coleopteren, welch letztere erwiesenermaßen in eine Zeit zurückreichen, in der es noch keine Säugetiere gab.

Wenn Klapalek meint, sein System bringe die ganze Organisation besser zum Ausdruck als das meine, so brauche ich wohl nur auf die Einschiebung der Hemipteren zwischen die kauenden Orthopteroiden und Neuropteroiden oder auf die Hinausschiebung der Hymenopteren über die viel höher specialisierten Dipteren zu erinnern, um das Gegenteil zu erweisen.

In seinen hochinteressanten »Läusestudien«[4] zeigt uns Enderlein, daß die Mundteile der Pediculiden keineswegs so stark rückgebildet sind, wie man nach den letzten Arbeiten andrer Autoren annehmen mußte. Er zeigt uns, daß alle 3 Kieferpaare vorhanden sind, und daß sich das zweite und dritte derselben zu einem Stechapparate umgewandelt hat, an dem sich auch der verlängerte unpaare Hypopharynx beteiligt. An all diesen Beobachtungen, die den Stempel der Genauigkeit tragen, ist wohl nicht zu rütteln, und wenn Enderlein seine Beobachtungen nicht zu weitgehenden, phylogenetischen Schlußfolgerungen benutzt hätte, die meinen Anschauungen diametral gegenüber stehen, so würde es mir gewiß nicht einfallen, das Thema hier neuerdings zu besprechen, um so mehr als ich noch nicht Zeit gefunden habe, eigne Nachuntersuchungen anzustellen.

Enderlein schließt aus dem Vorhandensein der verlängerten, stechenden Mundteile sofort, daß die Pediculiden, entgegen meiner Ansicht, zu den Hemipteren gehören müssen und geht noch um einen Schritt weiter, indem er sie von einer der höchst-specialisierten Hemipteren-

[4] Zool. Anz. XXVIII. Bd. 1904. S. 121.

formen, von Börners »Sandaliorrhynchen«, also von den unter dem Namen der Corixiden bekannten Wasserwanzen ableitet!

Wir wollen nun untersuchen, ob die Tatsachen zu einer so weitgehenden Schlußfolgerung berechtigen oder nicht.

Wie wir wissen, kommt es bei Insekten in den verschiedensten Entwicklungsreihen zur Umwandlung der typisch kauenden Mundteile in saugende oder stechende. Diese Umwandlung erfolgt nach ganz verschiedenen Plänen, und ich brauche nur auf die Mundteile der Honigbienen, der Schmetterlinge, der Dipteren, Suctorien, Physopoden und Hemipteren zu erinnern, um verstanden zu werden. Sind die Mundteile der Pediculiden nun mit einer dieser Typen identisch oder wenigstens so weit in Übereinstimmung, daß man auf eine nahe Verwandtschaft schließen kann, und sind es gerade die Hemipteren, mit denen eine solche Übereinstimmung herrscht? Ich glaube nicht! Und zwar aus dem Grunde, weil mir die Lausmundteile in vieler Beziehung primärer erscheinen als jene der Hemipteren. Bei letzteren finden wir bekanntlich die zu dem 1. Stechborstenpaar umgewandelten Mandibeln, dann ähnlich verlängerte Maxillen, deren Taster als »Bucculae« an den Seiten des Kopfes erhalten sind; beide Borstenpaare vereinigen sich zu einem Saugrohr, durch welches die Nahrungssäfte fließen, und welches unten von einer gegliederten Rinne umgeben ist, die wohl aus der Unterlippe mit ihren in der Mittellinie verwachsenen Tastern besteht. Hypopharynx ist keiner an der Bildung dieses Stech- oder Saugapparates beteiligt. Bei Pediculiden sind nach Enderlein die Mandibeln klein und reduziert, nicht borstenförmig verlängert und nicht an dem Stechapparate beteiligt, die Maxillen verlängert und tasterlos, die Unterlippe trägt keine in der Mittellinie verwachsenen, gegliederten Taster, dafür aber zwei borstenförmig verlängerte, ungegliederte Innenladen, die den Hemipteren fehlen. Der Hypopharynx ist stark verlängert und beteiligt sich an dem Stechapparate, der hier, im Gegensatz zu den Hemipteren, nicht zugleich ein Saugapparat zu sein scheint. Zu bemerken wäre noch, daß bei einigen Formen eingliedrige, getrennte Unterlippentaster von normaler Form beobachtet wurden.

Es dürfte sich also in den Lausmundteilen wieder um einen eignen Typus handeln, der von keinem der obenerwähnten, sondern nur direkt von einem kauenden Typus abzuleiten ist. Auf der Suche nach einem solchen komme ich aber immer wieder auf die Mallophagen, deren Mundteile mir den Schlüssel zum Verständnis der Pediculidenmundteile zu bieten scheinen.

Zum Beweise dieser meiner Ansicht gebe ich hier einige Abbildungen von Mallophagen-Mundteilen und bitte meine Gegner, dieselben mit den Abbildungen Enderleins zu vergleichen.

Fig. 1 stellt die rechte Mandibel von *Goniodes cervinicornis* dar, die doch gewiß mehr Ähnlichkeit mit jener des *Haematopinus suis* (Enderl. f. 5) zeigt als die Mandibel eines Hemipterons. In Fig. 2 sehen wir die rechte Maxille eines *Laemobothrium*, durch deren einfache Verlängerung wir eine Figur erhalten würden, die kaum von Fig. 8 Enderleins wesentlich abweichen dürfte. Wohl ebenso steht es mit Fig. 3, die uns den Hypopharynx von *Ancistrona gigas* zeigt, und eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Enderleins Fig. 7 aufweist. In Fig. 4 sehen wir die Unterlippe von *Nitschia dubia* mit ihren deutlich erhaltenen Außen- und Innenladen, aus denen die von Enderlein als Lobi interni gedeuteten Organe des *Haematopinus* wohl hervorgegangen sein können. Alle diese schematisierten Figuren sind dem bekannten Werke von Snodgrass[5] entnommen, welches Enderlein wohl nicht gesehen hat, denn sonst wären gewiß auch ihm diese frappanten Ähn-

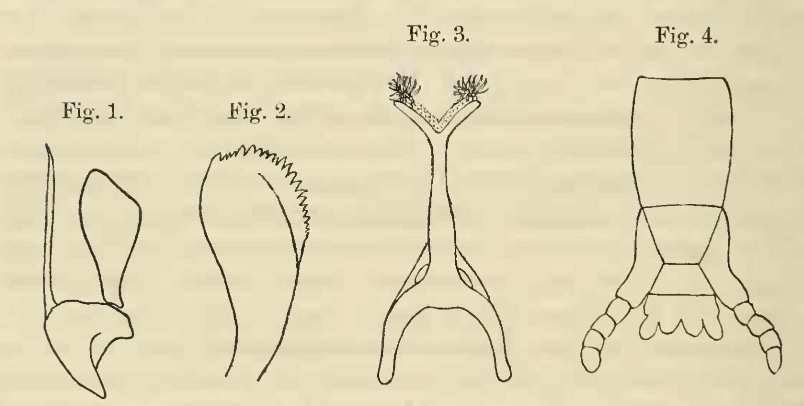


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

lichkeiten aufgefallen und hätten ihn nicht dort Beziehungen suchen lassen, wo tatsächlich keine vorhanden sind.

Ich glaube also, daß auch Enderleins neue und sehr interessante Entdeckung eine Bestätigung meiner Ansicht über die Abstammung der Pediculiden von Mallophagen bildet.

Was endlich die von Enderlein verteidigte Ableitung der Hemipteren von Corrodentien (Psociden) durch Vermittlung der Physopoden betrifft, so kann ich nur neuerdings hervorheben, daß ich dies für höchst unwahrscheinlich halten muß. Es widerstrebt mir, daran zu denken, daß die uralte mächtige Gruppe der Hemipteren, die bis in die Permformation zu verfolgen ist und bereits im Mesozoicum in denselben Familien vertreten war, wie sie es heute ist, von den hochspezialisierten und gewiß sehr jungen Physopoden abstammen soll und diese wieder von den Corrodentien, mit denen sie ebensowenig Beziehungen hat, als die Schmetterlinge mit Käfern!

[5] The Anatomy of the Mallophaga. Occas. Papers of the California Academy of Sciences VI. 1899.